植 物 分 类 学 报 33(4):340—349(1995)
Acta Phytotaxonomica Sinica

芍药科分布格局及其形成的分析*

潘开玉
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室,北京 100093)

THE ANALYSIS OF DISTRIBUTION PATTERN IN THE PAEONIACEAE AND ITS FORMATION

Pan Kai-yu
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract *Paeonia*, the only genus in the Paeoniaceae, consists of three sections and has 30 species (unpubl. revision) in the total. The section Moutan DC., with all the six woody species in the genus, is confined to a small area in China from central Yunnan and E. Xizang (Tibet) to Anhui and Shaanxi. The section Onaepia Lindley, with only two species, is confined to western North America, from San Diego in California to the mountain Eldorad in Washington State, extending eastwards to Montana. The section Paeonia is the largest, with 22 species, widely distributed in the temperate zone of the Old World from Japan westwards to Morocco and Portugal, but mainly in the Mediterranean region (12 species) and Eastern Asiatic region (6 species). Therefore E. Asiatic region and the Mediterranean region are two centres of species frequency of *Paeonia*, each with 12 species. The evolutionary trends of characters and primitive species or groups are inferred in this paper. It is considered that woody species, all in Sect. Moutan, are more primitive than herbaceous ones. In the latter characters, such as multiflowered stems, fewer leaflets and lobes, straight roots, diploid, are more primitive than solitary-flowered stems, more leaflets and lobes, fusiform-thickened roots, tetraploid. The extant primitive forms are considered to have differentiated in E. Asiatic region, probably in central China, more precisely in the Qinling Range and its adjacent areas. The Mediterranean region might be the secondary differentiation centre of the genus. With the migration of the genus to the west and north, species with fusiform-thickened roots and tetraploid increased. The section Onaepia is considered to have diverged directly from an ancient woody member not later than the Middle Miocene.

Key words *Paeonia*; Differentiation centre; Secondary diffrentiation centre; Evolutionary

---

* 国家自然科学基金和中国科学院生物区系分类特支费资助项目。
1995-02-06 收稿。

trend; Distribution pattern

摘要　芍药科 Paeoniaceae 为单属科,芍药属 *Paeonia L.* 共 30 种,隶属三个组,牡丹组 Sect. Moutan DC. 为该属的木本类型,有 6 种,分布在中国的一个局部地区,从云南的中部(景东 24.4°N)和西藏东部(札囊,90°E)向东北至安徽的巢湖(117.7°E)和陕西延安(36.5°N)。6 个种中滇牡丹 *P. delavayi* 分布最广,其余 5 种分布区都比较局限。北美芍药组 Sect. Onaepis Lindley 仅 2 种,是该属最狭域的组,仅分布于北美西部,从太平洋沿岸的俄勒岗州至蒙大拿州,南起加利福尼亚州的圣迭戈(32.7°N),向北至华盛顿州与其它两组成间断分布。芍药组 Sect. Paeonia 是该属种类最多,分布范围最广的组,包括 22 种,从亚洲温带东部的色丹岛(146.6°E),至欧洲最西部的葡萄牙和非洲西北部的摩洛哥 Demnat 省,向南至我国云南的宁南,北缘进入北极圈。本文按照一般学者所能按受的演化趋势,并结合细胞学、生态学和分子系统学研究的初步结果,推论了该属性状演化趋势。结合在世界各区中种数的比较、各区特有种的比较和在中国的分布,得出下列初步结论:(1) 牡丹组 Sect. Moutan 是芍药属中最原始的组;北美芍药组 Sect. Onaepia 既有一些原始性状,又有特化性状,它是直接从木本类型分化发生的类群;芍药组 Sect. Paeonia 是该属最大,分化强烈、有若干复合体,又有不少特化的类型,因而它是芍药属中相对年轻、特化的类群。(2)东亚区(尤其是中国中部)是芍药属的多样性中心,该区的中国东亚部分,特别是从云南至山西、陕西一线是现存芍药属原始类群分化发展的中心;地中海区是芍药属的种的分化中心,是次生分化中心。(3) 随着 Sect. Paeonia 的成员从中国东亚部分向西、向北迁移,具四倍性和根纺锤状加粗等特化性状的种数增加。

关键词　芍药属;分化中心;次生分化中心;演化趋势;分布式样

芍药科 Paeoniaceae 为单属科,该属(科)的分类等级和系统位置争议极大,是系统植物学家们最关注的类群之一。本世纪初以前,它一直被置于毛茛科 Ranunculaceae 中。Worsdell(1908)注意到它的雄蕊群离心发育,首先把它从毛茛科中分离出来,提升成为科,但仍放在毛茛目 Ranunculales 中。Hutchinson(1923)把它作为毛茛科中的一个亚科处理。Corner(1940)还强调芍药属 *Paeonia* 在染色体数目和大小上与毛茛科其它成员差异悬殊,赞同把它提升为科,并把它转移到第伦桃目 Dilleniales 中。这一观点得到 Cronquist(1988,1981)的支持。然而,多数现在流行的系统都把它提到目的地位——芍药目 Paeoniales。至于该目的系统位置,学者们各持已见。Takhtajan(1987)把芍药目放在毛茛超目 Ranunculanae 中,与毛茛目、Glaucidiales 目(日本特有)并列。Dahlgren(1983)把它和第伦桃目并列,置于茶超目 Theiflorae 中,认为可能与 Glaucidiaceae(被放在毛茛超目的毛茛目中)有亲缘关系,G. Dahlgren(1989)、Thorne(1992,1983)则把它置于番荔枝超目 Annonanae 中,与莲目(Nelumbonales)和小檗目(Berberidales)并列。研究的深入越来越多地揭示出芍药科的特异性。它的雄蕊群离心发育,染色体 x=5,大型,胚胎发育早期有游离核阶段(毋锡金等,1985; Matthiessen, 1962; Walters, 1962; Cave *et al.*, 1961; Yakovlev *et al.*, 1957),而且有独特的化学成分——芍药甙和牡丹酚(于津等,1987;何丽一等,1980)。由此可以看出,芍药科是一个十分孤立的类群。这就是为什么对于它的系统位置学者们的意见如此分歧的原因,对这样一个在系统学研究上有特殊意义的科进行深入的地理研究显然有重要意义。至今对该科的地理分布作过研究的还只有 Stern(1946,1944)。他绘制了各个组和种的分布区图,并作了简要说明。但是,自那以后,一些分类修订已经问世(洪德元等,1994,1988;洪涛等,1992;Tzanodlakis,1983;潘开玉,1979;Davis,1965;方

文培，1958)或正在进行，来自各分支学科的资料迅速积累。在新的基础上对该科作全面的地理分析已显得很有必要。

1 属的分布

该属植物共30种，广泛分布于旧大陆温带地区，个别种延伸至寒温带，在旧大陆(欧亚大陆和非洲西北部)和北美之间形成间断分布。在欧亚大陆和非洲温带从最东端色丹岛(146.6°E)至最西端，葡萄牙的Arred de Coimbra：Eiras (8.4°W)和摩洛哥Demnat省的Tahallati山(7.2°W)；在北美从中西部的美国蒙大拿州Wa-shoe群(109.1°W)向西延伸至太平洋沿岸，华盛顿州的Eldorad山(48.5°N)。在纬度上，该属从最南端的中国云南景东(24.4°N)，向北一般至北纬50°，但在西伯利亚至60°N，而在俄罗斯的科拉半岛，延伸至66.5°N (*P. anomala* L.)(图1)。该属在分布区南端的种类都生长于海拔2500 m以上的山地，而在北部则见于低地。因此，本属的一些种类虽然出现于亚热带，但其环境是温带型的。本属应是典型的温带属。

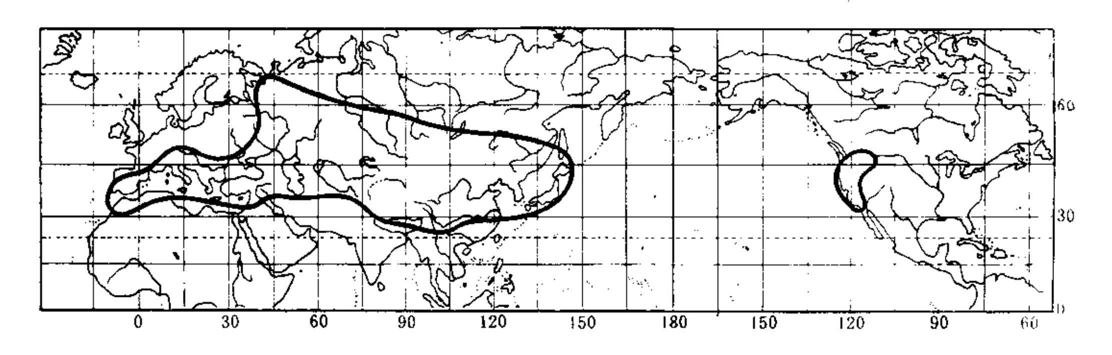


图1 芍药属在世界的分布
Fig. 1 Distribution of *Paeonia* L. in the world

2 组的分布

芍药属的属下划分，经过历史变迁，至Stern(1946)正式发表三个组的分类系统。可是，Kemularia-Natadze(1961)又发表了一个五组的分类系统。这是由于不适当地强调花的颜色和心皮毛被。这些是连划分物种都须慎用的性状，更不能用来作为划分组级水平的标准，因此他的系统是不能接受的。Stern (1946)的三组系统是比较自然的，按照这一系统芍药属三个组中牡丹组Sect. Moutan为亚灌木，其它两个组Sect. Paeonia和Sect. Onaepia Lindley均为草本。Sect. Paeonia广泛分布于欧亚大陆和非洲西北部；Sect. Moutan局限于中国西南部至中部；Sect. Onaepia仅限于北美。

2.1 牡丹组 Sect. 1. Moutan DC. 包括6个种(洪德元等，待发表)。全为亚灌木；革质花盘包裹心皮的全部或下半部，或肉质花盘仅包裹心皮的基部；4个种稳定地具有5个心皮，两个种的心皮数目在5和2之间变动；全为二倍体，2n=10(洪德元等，1988；裴颜龙等，待发表)；本组含特有的牡丹酚(何丽一等，1980)。

该组全部种类都限于我国，由我国西南沿东北方向至我国中北部。最南端，也是本属分布区的最南端，是云南的景东(24.4°N)，西端在西藏的札囊(90°E)，最北端位于延安(36.5°N)，最东为安徽巢湖(117.7°E)(图2)。这6个种中*P. delavayi*最广布，西藏东南

部，云南景东以北，四川西南都是这个种的分布区，而且和其他 5 个种的分布区不接壤。其他各个种的分布区都比较局限。*P. decomposita* Hand. -Mazz. 仅见于四川西北部的马尔康和金川一带，它的分布区与其它各种的分布区也呈隔离状态。*P. suffruticosa* ssp. *spontanea* 零星分布于山西的永济和稷山、陕西的延安、铜川和华山。*P. ostii* 至今仅残存于河南阳山和包天墁，安徽巢湖(银屏山)。*P. rockii* 限于甘肃东南部的天水、文县，陕西的秦岭，河南伏牛山及湖北神农架等个别地点。*P. qiui* Y. L. Pei et Hong 则仅限于神农架一个居群。可见，除 *P. delavayi* 以外，各个种都属稀有种或甚至濒危种。虽然牡丹组植物由于其根皮、茎皮的药用价值，而导致过度采挖，是造成它们稀有和濒危的重要因素，但上述各种的分布格局也说明本组植物的古老和残存性质。

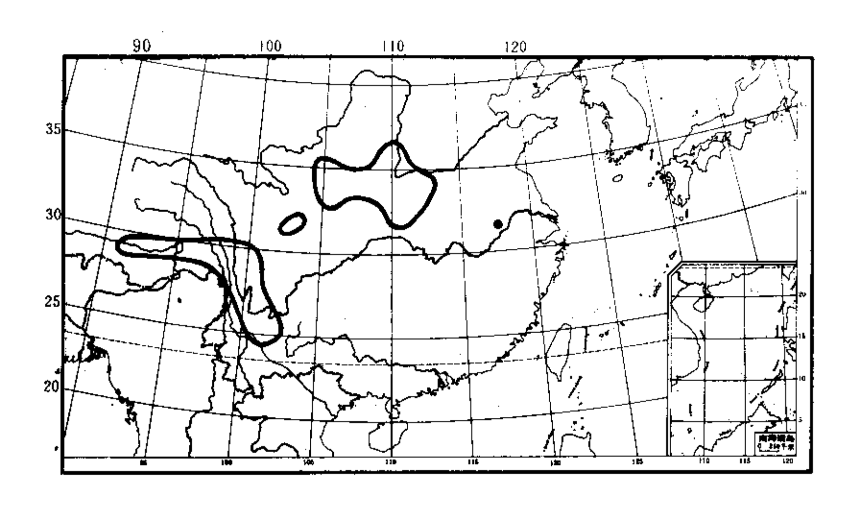


图 2　牡丹组在中国的不连续分布
Fig. 2　Disjunct distribution of *Paeonia* Sect. Moutan in China

2.2　北美芍药组 Sect. 2. Onaepia Lindley 仅有两种。它们都是多年生草本，根纺锤状加粗，多花，花瓣短小，仅稍长于萼片；肉质花盘呈齿状分裂；均为二倍体，2n＝10。

该组限于北美西部。在组级水平，本组的分布区是最狭域的，从太平洋沿岸俄勒岗州的 Wealer 郡(123. 9°W)，向东延伸至蒙大拿州的 Washoe 郡(109. 1°W)，南起加利福尼亚州的圣迭戈(32. 7°N)，北至华盛顿州的 Eldorad 山(48. 5°N)。两个种的分布区大部分重叠，但 *P. californica* 偏南，而 *P. brownii* 偏北(图 3)。

分子系统学研究结果(Song *et al*. unpubl.) 表明，这个组并不与同为草本的芍药组关系最密切，而是在属进化的早期，即与木本的牡丹组分道扬镳了。该组植物独立分布于北美大陆西部，与其他两组呈间断分布，也说明这一组是古老的，系统上是孤立的。

2.3　芍药组 Sect. 3. Paeonia 是最大的组，包括 22 种。全为多年生草本，根不加粗或纺锤状加粗；肉质花盘仅包裹心皮基部；有二倍体(2n＝10)和四倍体(2n＝20)，是唯一具有多倍体种或多倍体细胞型的组。

本组也是分布范围最广的组，从亚洲温带的最东部(日本)至欧洲最西部的葡萄牙和非洲西北部(摩洛哥)。北缘可达北纬 66. 5°，进入了北极圈(图 3)。它的东界、西界也是芍药属在旧大陆的东、西、北界，仅仅它的南界比牡丹组偏北，在云南的宁南(27°N)。

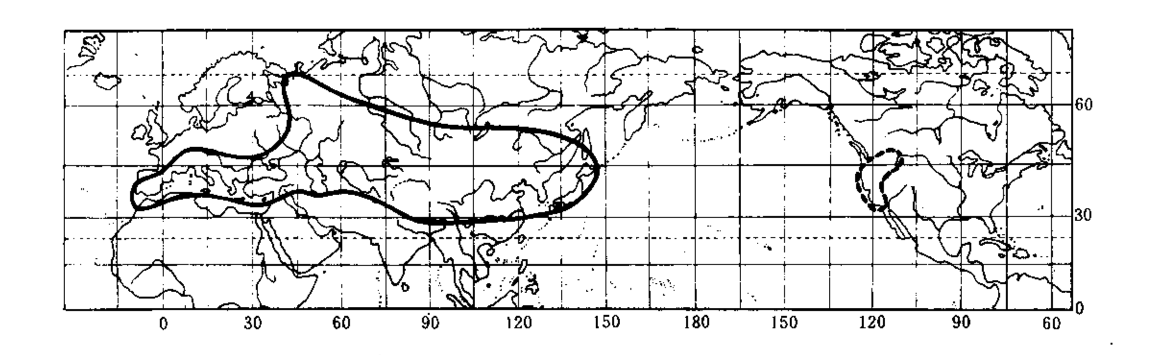


图3 北美芍药组和芍药组的分布
Fig. 3 Distribution of *Paeonia* Sect Onaepia and Sect. Paeonia
-------示北美芍药组(broken line showing Sect. Onaepia); ———示芍药组(Continuous line showing Sect. Paeonia).

芍药组和其他两组不同，还在于它不仅分布广，种类多，而且有一些复合种(complex)，例如欧洲和地中海地区的 *P. mascula* 复合种和 *P. officinalis* 复合种，东亚区的 *P. obovata* 复合种，由于它们分布广，变异大，是分类上棘手的类群。加之这个组不仅有多倍体种，如 *P. mairei*，*P. peregrina*，*P. coriacea*，而且呈现种内多倍性，如 *P. obovata*(洪德元等，1988)，可见芍药组是这个属中最年轻的组，而且它仍处于强烈分化之中。

3 种的分布

芍药属(科)共计30种，6个亚种，我们在统计分析时，把亚种包括在种的分布区内。

3.1 在世界各区中种数的比较：芍药属在各区(按 Takhtajan，1978)的分布列在表1中。

从表1可以看出，芍药属在各区种数的排列顺序是：东亚区(12/2)*，地中海区(12/1)，环北方区(7/1)，伊朗-土兰区(6/1)，落基山区(2/1)，马德雷区(2/1)。由此可见，东亚区的组数和种数都占第一位，其余各区都只有一个组。地中海区在种数方面与东亚区并列第一。在东亚，种的分布是很不平衡的，多数种类集中分布在中国中部(四川，湖北西部，陕西，甘肃、河南西部和山西)，该属在这一小区域有两个组，全部木本种类和4个草本种，共10个种。在地中海区，种的分布比较均衡。可以认为东亚区(尤其是中国中部)和地中海区是芍药属的两个分布中心；东亚区也是多样性中心，地中海区仅仅是种的分化中心。

3.2 各区特有种的比较：从表1看，在北美的两个种跨越落基山区和马德雷区，没有区的特有种。在环北方区的7个种中，只有 *P. tenuifolia* 是特有的，其他6个种与地中海区或伊朗-土兰区共有。在地中海区的12个种中有8个特有种，而 *P. mascula* 和 *P. peregrina* 分布较广，也分布于环北方区和伊朗-土兰区，而 *P. officinalis* 和 *P. daurica* 也见于环北方区。在伊朗-土兰区，只有 *P. sinjiangensis* 是特有的，这个种在新疆以外的分布尚不清楚，也许连它也不是特有的。其他各种与环北方区，地中海区和东亚区中的一个区或两个区共有，而在东亚区的12个种中，只有 *P. emodii* 与伊朗-土兰区共有，其它全为特有种。因此，就特有现象来说，东亚区最突出，它不仅有特有的牡丹组，而且特有种数也是最多，高达91.6%，地中海区次之。

---

* 分子代表种数，分母代表组数。

表 1　芍药属植物在世界各区系分区的组数和种数

Table 1　Species and sections of the genus *Paeonia* distributed in each floristic region of the world

分布区 Distribution area	牡丹组 Sect. Moutan	北美芍药组 Sect. Onaepia	芍药组 Sect. Paeonia	总组数 No. sect.	总种数 No. sp.	特有种数 No. of endemic species	特有种率 Percentage of endemic species
环北方区 Circumboreal Region			7	1	7	1	14.5
东亚区 Eastern Asiatic Region	6		6	2	12	11	91.6
落基山区 Rocky Mountain Region		2		1	2	0	0
地中海区 Mediterranean Region			12	1	12	8	66.7
伊朗-土兰区 Iran-Turanian Region			6	1	4	1	25
马德雷区 Madrean Region		2		1	2	0	0

表 2　芍药属植物在中国各省区的种类分布

Table 2　Distribution of *Paeonia* species in each province (region) of China

种 Species	西藏 Xizang	四川 Sichuan	陕西 Shaanxi	甘肃 Gansu	山西 Shanxi	湖北 Hubei	河南 Henan	云南 Yunnan	贵州 Guizhou	宁夏 Ningxia	安徽 Anhui	江西 Jiangxi	浙江 Zhejiang	河北 Hebei	内蒙古 Neimonggol	青海 Qinghai	湖南 Hunan	东北 Dongbei	新疆 Xinjiang
P. suffruticosa ssp. spontanea			+		+														
P. ostii							+				+								
P. qiui						+													
P. rockii			+	+		+	+												
P. decomposita		+																	
P. delavayi	+	+						+											
P. lactiflora		+	+	+	+					+				+	+			+	
P. obovata		+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	
P. emodii	+																		
P. mairei		+	+	+	+			+	+										
P. sterniana	+																		
P. veitchii	+	+	+	+	+											+			
P. anomala																			+
P. sinjiangensis																			+
总种数 No. sp. / 总组数 No. sect.	4/2	6/2	6/2	4/2	4/2	4/2	3/2	2/2	2/1	2/1	2/2	1/1	2/1	2/1	2/1	1/1	1/1	2/1	2/1

3.3 芍药属在中国的分布：芍药属在中国有两个组，牡丹组 Sect. Moutan 和芍药组 Sect. Paeonia，共14个种。由表2可见，四川和陕西种类最多，其次是湖北、河南、山西、甘肃和西藏。从区域来看，秦岭山系及其他周围地区，包括伏牛山、神农架及四川西北部、山西南部，有两个组，9个种，即牡丹组的 *P. decomposita*，*P. rockii*，*P. suffruticosa* ssp. *spontanea*，*P. ostii*，*P. qiui*；芍药组的 *P. veitchii*，*P. mairei*，*P. lactiflora* 和 *P. obovata* 复合种。因此这里无疑是世界上芍药属类型和种类最集中的地区。

4 芍药属分布格局的形成

4.1 性状演化趋势

正如前面所说，芍药属起源很早，系统地位十分孤立，很难找到一个合适的外类群，加之缺乏古植物资料，探讨性状的演化趋势和系统发育，难度很大。为此，我们只能根据一般学者接受的进化趋势，并结合细胞学、生态学和分子系统学研究的初步结果作尝试性推论。

灌木是一种原始的习性，由它演化为草本。

根纺锤状加粗，在许多种中出现，它们一般生长于向阳的开旷生境，或高纬度地区。例如，在新疆，根不加粗的 *P. sinjiangenses* 和根加粗的 *P. anomala* 常同域分布，但前者生于林下，后者生长于向阳的矮灌丛中(洪德元等，1994)，可见这是长期适应干旱或寒冷气候的结果，因此推论它是由不加粗的根衍生而来的特化性状，应当说是有根据的。

该属中小叶和裂片数目及它们的分裂程度变化很大，小叶从9枚至多于60枚，小叶不裂至多裂，小叶或裂片宽或窄。各位分类学家都把这些看作是划分种的性状，甚至 Stern (1946)把裂片数目和宽窄作为划分亚组的依据。裂片窄而数目多是一种对干旱环境的适应，也应当说是一种特化性状。

花的数目是否可以认为由多变少，直至单花。在木本类群，由于茎分枝而多花。草本类群通常每支节上仅有一朵花。在 Sect. Onaepia 中的两个种均是多花。前面说过，分子系统学研究结果说明这个组是木本类群的直接后裔。在 Sect. Paeonia 中，*P. lactiflora* 茎分枝而花多数。川赤芍 *P. veitchii*、新疆芍药 *P. sinjiangensis* 和 *P. anomala* 是一群亲缘的种。*P. veitchii* 分布于中国-日本森林亚区，茎上有花2—4朵，除顶生的外，叶腋中也有花，但有时仅顶生的开放，而叶腋中的花芽停止发育，更有花单生的，叶腋中连败育的花芽也没有。在 *P. sinjiangensis*，花全为单朵顶生，但偶尔叶腋中尚可见到败育的花芽。*P. anomala* 在叶腋中，完全不存在败育的花芽。*P. emodii* 也是多花的。可见 Sect. Paeonia 中多花的种都分布于亚洲，与木本的 Sect. Moutan 同域分布或它的周围地区，地中海地区连一个多花的种也没有。Stebbins(1938)和 Stern(1946)持有多花为原始的性状的看法。

心皮数目虽然在某些种内有变异，在2—5之间变动，但一般可作为种的特征。一般认为木本的木兰类(Magnolianae)和草本的毛茛类(Ranunculanae)是原始的被子植物。它们的心皮多数而离生。因此，可以认为芍药属中心皮由多数演变为少数。

芍药属中有二倍体和四倍体之别。四倍体是由二倍体衍生来的。在染色体进化中，总是由二倍体向四倍体发展，逆向的可能性极小(洪德元，1990；Stebbins，1971)。

芍药属的一个突出特点是具花盘。花盘革质而全包或半包心皮(Sect. Moutan)或肉

质而仅包着心皮的基部。花盘的性质、功能、来源和演化趋势是一个尚待研究的课题。Kemularia-Natadze(1961)认为花盘是由退化雄蕊变来的;木本类型中革质而全包心皮的花盘是原始的类型。我们在目前尚无证据肯定这种意见。从另一角度看,早期被子植物由甲虫传粉,蜂类等高等昆虫是白垩纪末期才问世的,全包的革质花盘可能是对甲虫传粉的适应性保护,后来甲虫传粉逐渐被蜂类传粉所取代(罗毅波等,未发表)。这样,全包的心皮逐渐失去了它的适应价值,而退化为肉质,仅包心皮下部的花盘。

4.2 原始类群

根据前面对性状演化趋势的推论,在三个组中,牡丹组(Sect. Moutan)是最原始的。它不仅具有木本习性,而且花多数;花盘革质全包心皮;多数种的心皮 5 数,*P. suffruticosa* 和 *P. qiui* 仅有 9 枚小叶,而且后者的小叶大多不裂;全为二倍体。北美芍药组(Sect. Onaepia)既有一些原始性状,如花多数,二倍体,又有特化性状,如草本,根纺锤状加粗,叶细裂。叶绿体 DNA 限制酶切长度多态性分析(Song *et al.*, unpubl.)表明,芍药属最初的分化发生在该组和木本类群之间。因而它是一个古老的类群。

在芍药组中,*P. lactiflora* 和 *P. emodii* 多花,*P. veitchii* 和 *P. sinjiangensis* 多花或有多花的痕迹,而且它们的根都不是纺锤状加粗,*P. lactiflora*, *P. veitchii* 和 *P. emodii* 都是二倍体。*P. sinjiangensis* 尚无染色体资料。看来它们是 Sect. Paeonia 中比较原始的成员。前面说过,该组是芍药属中最大、分化强烈,有若干复合体,有一些特化类型。如 *P. tenuifolia* 个体矮小,根纺锤状加粗,叶细裂,裂片数极多,生长于高加索至欧洲,显然是适应寒冷环境的结果,是一个典型的特化的物种。*P. officinalis* 复合体,按我们的概念(未发表),包括 *P. officinalis* 和 *P. humilis*,每个种下又分为两个亚种,这个复合体为根纺锤状加粗,叶也很细裂,裂片在 20 以上,多达 50,四倍体,显然也是一个很特化的物种。它们分布于巴尔干半岛西北部向西至西班牙。

4.3 芍药属的分化和迁移

北美的 Sect. Onaepia 作为一个组是自然的,它与欧亚的类群形成间断分布。由于它是多花的,因而不太可能是从欧洲的种分化出去的。欧洲的所有种类全是单花的。Sect. Onaepia 最可能是从木本类群直接衍生的。分子系统学分析的结果证实,Sect. Onaepia 是直接从木本类型,而不是从草本类型分化出去的。按照这一事实,再考虑到 Sect. Onaepia 与 Sect. Moutan 的间断分布式样,这一分化最晚在中新世,至少在 1300 万年前。它们分布的纬度和鹅掌楸属 *Liriodendron* 的分布纬度相仿,根据白令陆桥的古气候,*Liriodendron* 两个种(东亚的 *L. chinense* 和北美的 *L. tulipifera*)的联系必定发生在 1200 万年前(Wolfe, 1972;Hong 1983),由等位酶和 cpDNA 酶切长度多态性分析的结果,判断两个种的分化有 1300 万年之久(Hong, 1993;Parks *et al.*, 1990)。

现在的木本类群(Sect. Moutan) 所有 6 个种全分布于中国,旧大陆的草本类群(Sect. Paeonia)中,比较原始的几个种中,*P. veitchii* 为中国所特有,*P. lactiflora* 主要在中国,向东北延伸至东西伯利亚南部;*P. emodii* 从西藏(吉隆)向西沿喜马拉雅山至巴基斯坦,*P. sinjiangensis* 见于新疆,大概也分布于境外的中亚和西伯利亚地区。而前一节所说的特化类型,*P. anomala*(具纺锤状根)从新疆一直向西至俄罗斯西部在西北部达到 66.5° N 的俄罗斯科拉半岛;*P. tenuifolia* 从高加索到巴尔干半岛,北部伸入乌克兰;*P. offici-*

nalis 复合体向北伸至阿尔卑斯山，向西直至西班牙。

由此可见，现存的木本类型是在中国分化发展的，原始的草本类型也在中国分化和发展。在中国的东亚部分，只有 *P. mairei* 是四倍体，其余全为二倍体（*P. obovata* 中有二倍体，也有四倍体）；草本中没有根具纺锤状加粗的。芍药组 Sect. Paeonia 向西迁移，在地中海区强烈分化，在那里衍生出 12 个种。它们大部分是特化的类型。例如，在已有染色体资料的 10 个种中，有 6 个为四倍体，占 60%，和中国东亚部分的情况（仅两个种为四倍体）形成鲜明对照；地中海区至少有 4 个种的根具纺锤状加粗（*P. peregrina*，*P. officinalis*，*P. humilis*，*P. mascula*），这并不是说其他种都是直根的，因为所见到的大量标本都不带有根；上面说过，地中海区所有种类都是单花的。

另有 3 种分布于环北方区，而不见于地中海区和东亚区，它们也是特化的；*P. anomala* 和 *P. tenuifolia* 在前面已作了介绍，*P. wittmanniana* 也是一个四倍体，分布于高加索地区。

从以上叙述可见，中国的东亚部分，特别是从云南至山西、陕西一线是现存芍药属原始类群分化发展的中心，而地中海区则是次生分化中心，那里是草本类型（Sect. Paeonia）最集中的地区，但大部分是特化的类型。随着原始类型的分化中心向西，特别是向西北干旱、高寒环境扩展，衍生出四倍体、根纺锤状加粗的特化性状。

参 考 文 献

于津，肖培根，1987．芍药科化学和系统学的初步研究．植物分类学报，**25**(3)：172—179

方文培，1958．中国芍药属的研究．植物分类学报，**7**(4)：297—323

母锡金，王伏雄，1985．芍药胚和胚乳早期发育的研究．植物分类学报，**27**(1)：7—12

吴征镒，1979．论中国植物区系的分区问题．云南植物研究，**1**(1)：1—22

何丽一，冯瑞芝，肖培根，1980．芍药甙在芍药属植物中的存在．药学学报，**15**(7)：429—433

洪德元，朱相云，张志宪，1988．芍药属的研究(1)——国产几个野生种核型的报道．植物分类学报，**26**(1)：33—43

洪德元，1990．植物细胞分类学．北京：科学出版社

洪涛，张家勋，李嘉珏，赵文忠，李明瑞，1992．中国野生牡丹研究（一）芍药属牡丹组新分类群．植物研究，**12**(3)：223—234

洪德元，潘开玉，李学禹，1994．新疆的芍药属．植物分类学报，**32**(4)：349—355

路安民，1982．论胡桃科植物的地理分布．植物分类学报，**20**(3)：257—274

塔赫他间著，黄观程译，1988．世界植物区系区划．北京：科学出版社

潘开玉，1979．芍药属．中国植物志第 27 卷．北京：科学出版社，37—59

Cave M S, Arnot H J, Cood, S A. 1961. Embryogeny in the california peonies with reference to their taxonomic position. Amer Jour Bot, **48**(5)：397—404

Cormer J H 1946. Centrifugal stamens. Jour Arn Arb, **27**: 423—438

Cronquist A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia Univ Press

Davis P H, 1965. Flora of Turkey. Vol 1. Edinburgh: Edinburgh Univ Press, 204—206

Dahlgren G, 1989. Dahlgrenogram. In: Tan K ed. System of Classification of the Dicotyledons. Edinburgh: Edinburgh Univ Press

Dahlgren R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. In: Ehrendorfer & Dahlgren eds. New evidence of relationships and modera systems of the angiosperms. Nord Jour Bot, **3**: 144

Hong D Y, 1983. The distribution of Scrophulariaceae in the Holarctic with special reference to the floristic

relationships between eastern Asia and eastern North America. Ann Missouri Bot Gard, **70**: 701—712

Hong D Y, 1993. Eastern Asian-North American disjunctions and their biological significance. Cathaya, **5**: 1—39

Hutchinson J, 1923. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. Kew Bull, **1923** (2): 81

Kemularia-Natadze L M, 1961. Kavkazkie predstaviteli roda *Paeonia* L. Tbillisi Tr Tbil Bot Inst, **21**: 1—51

Matthiessen A, 1962. A contribution to the embryogeny of *Paeonia*. Acta Hort Bergiani, **20** (2): 57—61

Parks C R, Wendel J F, 1990. Molecular divergence between Asian and North American species of Liriodendron (Magnoliaceae) with implications for interpretation of fossil floras. Amer Jour Bot, **77**: 1243—1256

Saunders A P, Stebbins G L, 1938. Cytogenetic studies in *Paeonia*. I. Genetics, **23**: 65—82

Stebbins G L, 1971. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edwards Arnold

Stern F C, 1944: Geographical distribution of the Genus *Paeonia*. London: Proc. Linn Soc, **155**: 76—78

Takhtajan A, 1987. Systema Magnoliophytorum. Leninopli: Officina editoria «Nauka», 54—55

Thorne R F, 1983. Proposed new realignments in the angiosperms. In Ehrendorfer & Dahlgren eds., New evidence of relationships and modern systems of classification of the angiosperms. Nord Jour Bot, **3**: 102

Thorne R F, 1992a. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso, **13** (2): 376

Thorne R F, 1992b. Classification and geography of the flowering plants. Bot Rev, **58** (3): 260

Tzanoudakis D, 1983. Karyotypes of four wild *Paeonia* species from Greece. Nord Jour Bot, **3**: 307—318

Walters J L, 1962. Megasporogonesis and gametophyte selection in *Paeonia californica*. Amer Jour Bot, **49** (7): 787—794

Wolfe J. A, 1972. An interpretation of Alaska Tertiary floras. In: Graham A ed. Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam: Elsevier Publishing Campany, 201—203

Wordell W C, 1908. A study of the vascular system in certain orders of the Ranales. Ann Bot, **22**: 663

Yakovlev M S & Yoffe M D, 1957. On some peculiar features in the embryogeny of *Paeonia* L. Phytomorph, **7**: 74—82